Tome 41, nº 8. — Mars 1934.

Über Färbungsgesetze des Vogelgefieders

von

Fritz SARASIN.

In der ungeheuren Mannigfaltigkeit des Farbenkleides der Vögel scheint auf den ersten Blick eine völlige Regellosigkeit der Farbenverteilung zu herrschen. Es haben aber schon Eimer, Häcker und Kniesche auf eine gewisse phylogenetische Reihenfolge der verschiedenen Vogelfarben aufmerksam gemacht. Diesen Fragen weiter nachzugehen und Gesetze der Farbenverteilung zu finden, soll die Aufgabe dieser Arbeit sein.

Die Farben des Vogelgefieders sind bekanntlich teils Pigmentfarben, teils optische subjektive Strukturfarben, teils Schiller- oder Interferenzfarben (Farben dünner Blättchen). Wir werden uns in dieser Arbeit nur mit der Verteilung der beiden ersten Farbkategorien beschäftigen, die Interferenzfarben ganz bei Seite lassen. Um die chemische Erforschung der Federpigmente hat sich vornehmlich Krukenberg verdient gemacht, um die histologische Analyse der Strukturfarben, abgesehen von älteren Autoren wie Fatio und Gadow, besonders Häcker, Kniesche, Spöttel und Biedermann.

Die Pigmentfarben sind teils Melanine, teils Lipochrome oder Fettfarbstoffe, die ersteren in körniger Ablagerung, die letzteren meist diffus verteilt. Braune Färbung der Federn entsteht durch braune, vorwiegend in der Rindenschicht abgelagerte Körnchen, graue durch Lockerung der Pigmentverteilung, schwarze durch dichte Lagerung dunkelbrauner Körner. Eigentlich schwarze Pigmente sind selten. Weiss ist bedingt durch Pigmentlosigkeit, Albinismus. Gelb, Gelbrot und Rot sind Lipochrome, Blau und Grün Strukturfarben, auf deren Natur später näher einzugehen sein wird.

Ich habe 30 Vogelfamilien, bei denen Interferenzfarben keine oder nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen, Spezies für Spezies auf ihre Färbung durchgearbeitet, teils nach den Katalogen des Britischen Museums, teils nach Materialien des Basler Museums. Es ist anzunehmen, dass Färbungsgesetze, die bei diesen 30 Familien Geltung haben, auch für die anderen, nicht untersuchten, zutreffen werden. Diese 30 die verschiedensten Kontinente bewohnenden und unter den verschiedensten äusseren Bedingungen lebenden Familien sind in alphabetischer Reihenfolge die folgenden: *Alcedinidae*, *Bucconidae*, *Bucerotidae*, *Cacatuidae*, *Campephagidae*, *Capitonidae*, *Certhiidae*, *Coerebidae*, *Coraciidae*, *Corvidae*, *Cotingidae*, *Dicaeidae*, *Dicruridae*, *Eurylaemidae*, *Fringillidae*, *Icteridae*, *Laniidae*, *Loriidae*, *Meropidae*, *Mniotiltidae*, *Muscicapidae*, *Oriolidae*, *Paridae*, *Pipridae*, *Pittidae*, *Prionopidae*, *Psittacidae*, *Rhamphastidae*, *Tanagridae* und *Treronidae*.

Die von mir unterschiedenen Farben sind die folgenden 12, wobei ihre oft beträchtlich variierende Intensität nicht berücksichtigt werden konnte: Weiss, Schwarz, Grau, Braun, Olivbraun, Kastanienbraun, Gelb, Oliv- oder Grünlichgelb, Grün, Olivgrün, Blau und Rot.

Es ist klar, dass für eine phylogenetische Betrachtung wir ausgehen müssen von der Jugendfärbung. Diese wird nicht selten noch vom erwachsenen Weibchen mehr oder weniger beibehalten. Während somit das Weibchen häufig auf einer tieferen Entwicklungsstufe stehen bleiben kann, treten die neuen Eigenschaften, in unserem Falle also die neuen Farben, zuerst beim männlichen Geschlecht auf, von dem aus sie dann oft sekundär auch auf das weibliche übertragen werden können, wodurch Gleichfärbung beider Geschlechter zustande kommt. Eimer (1883, p. 57) hat diese Erscheinung als Gesetz der männlichen Präponderanz bezeichnet.

Die typische Jugendfarbe ist die braune. Braun ist nach Kniesche (1914, p. 353) die ursprüngliche Farbe, aus der sich gewissermassen alle anderen herausgebildet haben. Braunes Melanin ist die einzige Färbung des embryonalen Kleides. Dieses tritt dann allmählig zurück zu Gunsten der phyletisch jüngeren Lipochrome (Häcker, 1890, p. 82).

Wir wollen unsere Untersuchung in die folgenden Abschnitte einteilen: 1) Vergleich der Rückenfärbung in den beiden Geschlech-

tern, 2) Vergleich der Brustfärbung in den beiden Geschlechtern, 3) Vergleich der Kopffärbung in den beiden Geschlechtern, 4) Vergleich der Schwanzfärbung in den beiden Geschlechtern; weiter, ohne Rücksicht auf das Geschlecht: 5) Färbung von Rücken und Rumpf, 6) Färbung von Rücken und Kopf, 7) Färbung von Rücken und Brust, 8) Färbung von Brust und Bauch.

Rückenfärbung in den beiden Geschlechtern.

Häcker und Meyer (1902, p. 293), sowie Kniesche (1914, p. 355), lassen phylogenetisch aus der braunen Urfarbe einerseits das Weiss des erwachsenen Gefieders durch Verlust des Melanins, andererseits das Schwarz durch Vermehrung und Verdunkelung der Melaninkörner hervorgehen. Dass in der Tat Weiss und Schwarz sich als progressiv erweisen gegenüber von Braun, lehren die beiden folgenden Färbungsgesetze:

♂ mit schwarzem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken niemals ♀ mit schwarzem Rücken, und ♂ mit weissem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken niemals ♀ mit weissem Rücken.

(Beispiele für das erstere Gesetz bei Campephagiden, Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Laniiden, Muscicapiden, Prionopiden, Tanagriden; für das zweite bei Muscicapiden.)

Betrachten wir nun die beiden Farben Weiss und Schwarz in ihrem Verhältnis zu einander, so erhalten wir folgende Gesetze:

♂ mit einfarbig weissem Rücken haben nie ♀ mit schwarzem Rücken, und ♂ mit einfarbig schwarzem Rücken haben nie ♀ mit weissem Rücken.

Und weiter: ♀ mit einfarbig weissem Rücken haben ausschliesslich ♂ mit gleichfalls weissem Rücken, und ♀ mit einfarbig schwarzem Rücken haben ausschliesslich ♂ mit gleichfalls schwarzem Rücken.

Die beiden Farben, Weiss oder pigmentlos und Schwarz oder Melanin-reich lassen somit unter einander kein pro- oder regressives Verhältnis erkennen.

Wie Schwarz und Weiss erweist sich auch Grau als progressiv gegenüber von Braun, denn:

♂ mit grauem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken keine ♀ mit grauem.

(Beispiele bei Campephagiden, Cotingiden, Fringilliden, Laniiden, Muscicapiden, Prionopiden.)

Wenn in braunen Federn das Melanin spärlich und von gelbem Lipochrom überdeckt wird, oder dieses letztere allein herrscht, entsteht die gelbe Farbe. Dass Gelb progressiv ist gegenüber von Braun, lehrt der folgende Satz:

♂ mit gelbem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken keine ♀ mit gelbem.

(Beispiele bei Coerebiden, Fringilliden, Tanagriden.)

Dasselbe gilt für Olivgelb und Braun.

Gegenüber von Oliv- oder Grünlichgelb ist Gelb progressiv, denn ♂ mit gelbem Rücken können ♀ haben mit olivgelbem Rücken, aber ♂ mit olivgelbem Rücken keine ♀ mit gelbem.

(Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Orioliden, Tanagriden.)

Die rote Farbe entsteht nach Häcker und Meyer (1902, p. 289 u. 293) und Kniesche (1914, p. 355) durch chemische Veränderung des gelben Lipochroms in ein rotes. In der Tat erweist sich Rot als progressiv gegenüber von Gelb und Olivgelb:

♂ mit rotem Rücken können ♀ haben mit gelbem und olivgelbem Rücken, aber ♂ mit gelbem oder olivgelbem Rücken keine ♀ mit rotem.

(Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Tanagriden.)

Rot ist natürlich auch progressiv gegenüber von Braun:

♂ mit rotem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken keine ♀ mit rotem.

(Beispiele bei Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Muscicapiden, Tanagriden.)

Schon in braunen Federn können nach Kniesche (1914, p. 353) sogenannte Kästchenzellen auftreten, deren Blauwirkung aber durch das braune Pigment kompensiert wird und daher nicht zur

Geltung kommt. Die blaue Gefiederfarbe ist, mit einer einzigen bis jetzt gefundenen Ausnahme bei der Taube *Cyanotreron* (Häcker und Meyer, 1902, p. 286), nicht hervorgerufen durch ein blaues Pigment, sondern ist eine physikalische oder Strukturfarbe, bedingt durch den histologischen Bau der Feder. Blau ist eine Farbe trüber Medien, eine Folge des Baues der sogenannten Kästchen- oder Kanälchenzellen, über deren histologische Struktur man die sorgfältigen Arbeiten von Häcker, Kniesche und Biedermann konsultieren möge. Die Blauwirkung dieser mit Luft gefüllten Zellen entsteht, wenn das Verhältnis zwischen den durch die Dicke der Kanälchen in der Hornschicht der Kästchenzellen gebildeten Luftzylinder ein bestimmtes ist zu der umgebenden Hornmasse, das heisst, wenn die Verteilung des einen Mediums, Luft, in dem andern, Horn, fein genug ist, um ein trübes Medium bilden zu können (Kniesche, 1914, p. 339). Unerlässlich für die trübe Medium-Wirkung ist die Unterlagerung der Kästchenzellen durch eine Schicht dunklen Melanins, dessen Aufgabe es ist, alle übrigen Strahlen des weissen Lichts ausser den blauen, die ja reflektiert werden, zur Absorption zu bringen und damit erst die vom trüben Medium reflektierten blauen Strahlen zur Wahrnehmung gelangen zu lassen (Steiner, 1932, p. 83). Dass die blaue Strukturfarbe gegenüber der braunen Pigmentfarbe als progressiv zu bewerten ist, wird durch das folgende Gesetz erwiesen:

♂ mit blauem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken niemals ♀ mit blauem.

(Beispiele bei Coerebiden, Cotingiden, Fringilliden, Muscicapiden, Tanagriden.)

Die grüne Farbe der Vogelfedern wird nur in seltenen Fällen durch einen grünen Farbstoff hervorgerufen. Hieher gehört Krukenbergs Turacoverdin bei Musophagiden, ferner grünes Pigment in den Halsfedern von *Somateria*-Arten und bei *Eurylaemus javanicus* Horsf. (Häcker, 1890, p. 80; Kniesche, 1914, p. 348). Sonst entsteht Grün allgemein durch Ueberlagerung der sonst blau erscheinenden Kästchenzellen durch ein gelbes Lipochrom. Grün verhält sich ausgesprochen regressiv gegenüber von Blau. Schon Häcker und Meyer (1902, p. 291) hatten gefunden, dass für die Entwicklung von Grün zu Blau und nicht umgekehrt, das ontogenetische Verhalten vieler Vögel spreche; sie haben beobach-

tet, dass bei vielen Papageien, Meropiden und namentlich Coerebiden junge Vögel und Weibchen eine vorwiegend grüne Färbung, die erwachsenen Männchen dagegen ausgedehnte blaue Farbfelder aufweisen. Es wird diese Beobachtung durch das folgende Färbungsgesetz durch ausbestätigt:

♂ mit blauem Rücken können ♀ haben mit grünem Rücken, aber ♂ mit grünem Rücken niemals ♀ mit blauem.

(Beispiele bei Alcediniden, Coerebiden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden.)

Es gilt dies auch für Blau und Olivgrün. Die olivgrüne Farbe entsteht nach der Ansicht einiger Autoren durch Einlagerung bräunlichen Schollenpigments in der gelben Rindenschicht, also durch Trübung und Verdunkelung des gelben Lipochroms (Kniesche, 1914, p. 348). Nach Steiner (1932, p. 133) bedingen dagegen nicht veränderte Pigmentverhältnisse das Auftreten olivgrüner Farbe, sondern eine Strukturänderung der Wandung der Kanälchen- oder Kästchenzellen, die einen Unterschied in den Brechungsverhältnissen des Lichtes hervorrufen.

Steiner in seinen vortrefflichen Vererbungsstudien des Wellensittichs betrachtet dessen blaue Varietät als eine regressive Erscheinungsform des grünen Wildvogels, entstanden durch Alteration, beziehungsweise Wegfall eines Lipochromfaktors (1932, p. 91 u. 172). Das hindert indessen nicht, dass vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet, Blau gegenüber von Grün dennoch einen Fortschritt und eine höhere Entwicklungsstufe bedeutet.

Gegenüber von Braun ist Grün progressiv:

♂ mit grünem Rücken können ♀ haben mit braunem Rücken, aber ♂ mit braunem Rücken keine ♀ mit grünem.

(Beispiele besonders bei Muscicapiden.)

Die braune Gefiederfarbe hat sich als phylogenetisch primitiver gegenüber allen anderen Farben erwiesen. Es ergibt sich das auch aus dem folgenden die Braunvögel betreffenden Satze:

♂ mit braunem Rücken können ausschliesslich ♀ haben mit gleichfalls braunen Rückentönen verschiedener Schattierungen.

(Beispiele bei fast allen Vogelfamilien.)

Was nun Rot und Grün angeht, so gilt der folgende Satz:

♂ mit rotem Rücken haben keine ♀ mit grünem Rücken, und ♂ mit grünem Rücken keine ♀ mit rotem.

Dieser Satz erleidet eine Ausnahme bei den Papageien der Gattung *Eclectus*, bei denen das ♂ grün, das ♀ rot gefärbt ist. Die beiden Geschlechter sind so verschieden, dass man sie für zwei Arten gehalten hat, bis es A. B. Meyer gelang, nachzuweisen, dass es sich um ♂ und ♀ einer und derselben Art handelt. Das Ungewöhnliche dieser Erscheinung legt den Gedanken nahe, dass eine der beiden Farben, das Grün oder das Rot, eine chemisch von der Regel abweichende sein dürfte. Dass solche eigenartige Federfarbstoffe in der Tat vorkommen, hat Krukenberg (1882, p. 155 u. 1882*a*, p. 11) mehrfach nachgewiesen; hieher gehören das Turacin und Turacoverdin der Musophagiden, das Zoorubin bei *Cicinnurus regius* und anderen Paradiesvögeln, u.s.w.

Das Grün der *Eclectus* ♂ ist offenbar ein normales Grün, hervorgerufen durch Ueberlagerung eines gelben Lipochroms über blaue Kästchenzellen, denn A. B. Meyer (1882, p. 520) hat beobachtet, dass ein grüner *Eclectus*-Rücken in Augenhöhe horizontal betrachtet orangegelb erscheint, und auch nach Krukenberg (1882, p. 151) ist das *Eclectus*-Grün ein normales Grün, im durchfallenden Licht gelb erscheinend. Es könnte somit nur der rote Farbstoff der ♀ eventuell ein vom normalen roten Lipochrom, dem Zoonerythrin Krukenbergs, chemisch abweichender sein. Krukenberg (1882, p. 164) sagt, er sei nicht sicher, ob der rote Farbstoff der *Eclectus*-Feder wahres Zoonerythrin sei; er bezeichnet ihn, wie das Rot der Papageien überhaupt, als Ara-Rot, das vom Zoonerythrin etwas abweichend sei. Damit ist aber für unsere Frage nichts gewonnen; denn bei keinen anderen Papageien ausser *Eclectus* kommen grüne ♂ und rote ♀ vor. Es sind also weitere Untersuchungen abzuwarten.

In ähnlicher Weise sich gegenseitig in den Rückenfarben ausschliessend, wie Rot und Grün, verhalten sich Rot und Blau, denn

♂ mit rotem Rücken haben keine ♀ mit blauem Rücken, ♂ mit blauem Rücken keine ♀ mit rotem.

♂ mit rotem Rücken können nur ♀ haben mit gleichfalls roten, oder gelben, olivgelben, braunen und grauen Rückentönen, ♂ mit gelbem Rücken nur ♀ mit gelbem, olivgelbem oder braunem Rücken.

Die beiden Lipochromfarben rot und gelb auf männlichen Rücken kombinieren sich also niemals mit einer Strukturfarbe weiblicher Rücken. Ebenso haben ♂ mit braunem Rücken ausschliesslich ♀ mit gleichfalls braunen Rückenfarben.

Dagegen können ♂ mit blauem Rücken nicht nur ♀ haben mit blauem und grünem Rücken, sondern auch solche mit braunem, schwärzlichbraunem, olivbraunem und olivgrauem Rücken; ♂ mit grünem Rücken nicht nur ♀ mit gleichfalls grünem oder olivgrünem, sondern auch solche mit braunem Rücken. Es kann also eine Strukturfarbe beim ♂ hervorgehen aus einer Pigmentfarbe beim ♀.

Brustfärbung in den beiden Geschlechtern.

Die Farbenverhältnisse der Brustfarben in den beiden Geschlechtern entsprechen fast durchweg denen der Rückenfarben in den beiden Geschlechtern. Was zunächst das primitive Braun angeht, so finden wir die folgenden, schon von den Rückenfarben her bekannten Gesetze:

♂ mit weisser Brust können ♀ haben mit brauner Brust, aber ♂ mit brauner Brust keine ♀ mit weisser.

(Beispiele bei Cotingiden, Fringilliden, Laniiden, Mniotiltiden, Muscicapiden.)

♂ mit schwarzer Brust können ♀ haben mit brauner Brust, aber ♂ mit brauner Brust keine ♀ mit schwarzer.

(Beispiele bei Fringilliden, Icteriden, Muscicapiden, Pittiden, Prionopiden, Tanagriden.)

♂ mit grauer Brust können ♀ haben mit brauner Brust, aber ♂ mit brauner Brust keine ♀ mit grauer.

(Beispiele bei Cotingiden, Fringilliden, Muscicapiden, Prionopiden.)

♂ mit gelber Brust können ♀ haben mit brauner Brust, aber ♂ mit brauner Brust keine ♀ mit gelber.

(Beispiele bei Alcediniden, Coerebiden, Fringilliden, Tanagriden.)

♂ mit roter Brust können ♀ haben mit

braunrer Brust, aber ♂ mit braunrer Brust keine ♀ mit roter.

(Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Muscicapiden, Tanagriden.)

♂ mit blauer Brust können ♀ haben mit braunrer Brust, aber ♂ mit braunrer Brust keine ♀ mit blauer.

(Beispiele bei Coerebiden, Cotingiden, Fringilliden, Muscicapiden.)

♂ mit grüner Brust können ♀ haben mit braunrer Brust, aber ♂ mit braunrer Brust keine ♀ mit grüner.

(Beispiele bei Muscicapiden.)

♂ mit braunrer Brust können nur ♀ haben mit gleichfalls braunen Brustfarben verschiedener Schattierungen.

Alles das stimmt mit den bei den Rückenfarben der beiden Geschlechter gemachten Erfahrungen überein, ebenso die folgenden Sätze:

♂ mit gelber Brust können ♀ haben mit olivgelber Brust, aber ♂ mit olivgelber Brust keine ♀ mit gelber.

(Beispiele bei Fringilliden, Muscicapiden, Orioliden, Psittaciden, Tanagriden.)

♂ mit roter Brust können ♀ haben mit gelber oder olivgelber Brust, aber ♂ mit gelber oder olivgelber Brust keine ♀ mit roter.

(Beispiele bei Campephagiden, Capitoniden, Fringilliden, Pipriden, Tanagriden.)

♂ mit blauer Brust können ♀ haben mit grüner oder grünlichblauer Brust, aber ♂ mit grüner Brust keine ♀ mit blauer.

(Beispiele bei Coerebiden, Meropiden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden.)

Uebereinstimmend mit den Rückenfarben haben ♂ mit grüner Brust keine ♀ mit roter, ausser bei den *Eclectus*-Arten, und haben ♂ mit roter Brust keine ♀ mit blauer Brust.

Einige Abweichungen in ihrem Verhalten von den Rückenfarben zeigen Schwarz und Weiss. In den Rückenfarben hatten

♂ mit weissem Rücken keine ♀ mit schwarzem Rücken, in den Brustfarben kommt es zur Seltenheit vor, dass ♂ mit weisser Brust ♀ haben mit schwarzer, so bei einigen Bucerotiden und angeblich bei dem Muscicapiden *Monarcha godeffroyi* Hartl. Ebenso können ♂ mit schwarzer Brust ♀ haben mit weisser Brust, was bei den Rückenfarben nicht vorkommt. Während ferner bei den Rückenfarben ♀ mit weissem Rücken ausschliesslich ♂ haben mit gleichfalls weissem Rücken, können ♀ mit weisser Brust ♂ haben mit weisser, schwarzer, grauer, hellroter, blauer und gelber Brustfarbe. Es geht daraus hervor, dass die Brustfarben viel mehr zum Albinismus neigen als die Rückenfarben.

Kopffärbung in den beiden Geschlechtern.

Die Kopffarben bieten besondere Schwierigkeiten, insofern der Kopf sehr häufig keine gleichförmige Färbung aufweist, Stirne, Kopfseiten, Nacken anders gefärbt sind als der Oberkopf, die Krone. Wir werden uns daher bei diesem Vergleich ausschliesslich auf die Färbung der Kopfkrone in den beiden Geschlechtern beschränken und, wie in den früheren Abschnitten, nur auf die Fälle, in denen die ♂ von den ♀ abweichen.

Ein roter Oberkopf des ♂ kann werden beim ♀ braun, (Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Muscicapiden, Tanagriden), grau (Beispiele bei Cacatuiden, Capitoniden, Fringilliden, Tanagriden), gelb (Beispiele bei Capitoniden), grünlichgelb (Beispiele bei Capitoniden, Dicaeiden, Fringilliden, Pariden, Tanagriden), olivgrün (Beispiele bei Pipriden, Tanagriden), oder grün (Beispiele bei Loriiden, Pipriden, Psittaciden, Treroniden), aber ♂ mit braunem, grauem, gelbem, grünlichgelbem, olivgrünem und grünem Oberkopf haben niemals ♀ mit rotem Oberkopf.

Eine Ausnahme bilden wider die *Eclectus*-Papageien, mit männlichem grünem und weiblichem rotem Oberkopf. Wie bei den Rücken- und Brustfarben der ♂ und ♀ fehlt auch bei den Oberkopffarben ein Farbenwechsel von Rot und Blau.

Ein gelber Oberkopf des ♂ kann werden beim ♀ braun, (Beispiele bei Fringilliden, Icteriden), grünlichgelb (Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Icter-

iden, Mniotiltiden, Tanagriden), olivgrün (Beispiele bei Icteriden, Muscicapiden, Pipriden, Tanagriden) oder grün (Beispiele bei Pipriden, Psittaciden), aber ♂ mit braunem, grünlichgelbem, olivgrünem oder grünem Oberkopf haben niemals ♀ mit gelbem Oberkopf.

Ein blauer Oberkopf des ♂ kann werden beim ♀ braun (Beispiele bei Coerebiden, Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Muscicapiden, Psittaciden, Tanagriden), olivbraun (Beispiele bei Coerebiden, Dicaeiden, Muscicapiden, Tanagriden), grau (Beispiele bei Coerebiden, Cotingiden, Muscicapiden), schwarz (Beispiele bei Certhiiden, Cotingiden, Muscicapiden), grünlichblau (Beispiele bei Campephagiden, Laniiden, Muscicapiden), oder grün (Beispiele bei Coerebiden, Fringilliden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden, Treroniden), aber ♂ mit braunem, olivbraunem, grauem, schwarzem, grünlichblauem oder grünem Oberkopf haben niemals ♀ mit blauem Oberkopf.

Die progressive Natur des Blau gegenüber von Grün am Oberkopf entspricht den Erfahrungen an Rücken- und Brustfarben.

Ein schwarzer Oberkopf des ♂ kann werden beim ♀ braun (Beispiele bei Campephagiden, Cotingiden, Fringilliden, Icteriden, Laniiden, Muscicapiden, Orioliden, Pittiden, Prionopiden, Tanagriden), grau (Beispiele bei Campephagiden, Coerebiden, Corviden, Cotingiden, Fringilliden, Icteriden, Laniiden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Prionopiden, Tanagriden), grünlichgelb (Beispiele bei Dicaeiden, Fringilliden, Mniotiltiden, Tanagriden), olivgrün (Beispiele bei Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden Mniotiltiden, Orioliden, Pipriden, Tanagriden), oder grün (Beispiele bei Coerebiden, Cotingiden, Fringilliden, Muscicapiden, Pipriden, Tanagriden), aber ♂ mit braunem, grauem, grünlichgelbem, olivgrünem und grünem Oberkopf haben keine ♀ mit schwarzem Oberkopf (bloss schwärzlich bei Cotingiden und Muscicapiden).

Ein grüner Oberkopf des ♂ kann werden beim ♀ olivgrün (Beispiele bei Cotingiden, Dicaeiden), aber ♂ mit olivgrünem Oberkopf haben keine ♀ mit grünem Oberkopf.

Die gegebenen Beispiele sollten genügen, um zu zeigen, dass, wo ein Farbenwechsel des Oberkopfes in den beiden Geschlechtern stattfindet, der männliche Oberkopf sich gegenüber dem weiblichen als progressiv verhält.

Schwanzfärbung in den beiden Geschlechtern.

Die Schwanzfarben machen für einen Vergleich, wie die Kopffarben, Schwierigkeiten, indem sie sehr oft nicht einheitlich sind. Nicht nur sind die seitlichen Schwanzfedern oft anders gefärbt als die mittleren, die Oberseite anders als die Unterseite, sondern an ein und derselben Feder können, namentlich bei Papageien, die verschiedensten Farben auftreten. Trotzdem lassen sich einige Gesetzmässigkeiten erkennen, wobei wir uns auf die Färbung der Rückenseite der Schwanzfedern beschränken.

♂ mit schwarzem Schwanz können ♀ haben mit braunem Schwanz, aber ♂ mit braunem Schwanz keine ♀ mit schwarzem.

(Beispiele bei Campephagiden, Coerebiden, Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Laniiden, Muscicapiden, Pipriden, Prionopiden, Tanagriden.)

♂ mit blauem Schwanz können ♀ haben mit grünem Schwanz, aber ♂ mit grünem Schwanz keine ♀ mit blauem.

(Beispiele bei Alcediniden, Muscicapiden, Psittaciden.)

Ebenso kann blaue Ränderung schwarzer Schwanzfedern des ♂ sich beim ♀ verändern in grüne Ränderung, aber nicht umgekehrt.

Es folgt also auch die Schwanzfärbung dem schon mehrfach konstatierten, für Blau und Grün geltenden Farbgesetz.

♂ mit rotem Schwanz können ♀ haben mit braunem Schwanz, aber ♂ mit braunem Schwanz keine ♀ mit rotem.

(Beispiele bei Cotingiden, Tanagriden.)

Rot und schwarzer Schwanz beim ♂ kann werden beim ♀ gelb und schwarz, aber nicht umgekehrt.

(Beispiel bei Campephagiden.)

Roter Schwanz des ♂ wird beim ♀ nie grün, aber bei den *Eclectus-*

Arten, und nur bei diesen, kann ein grüner Schwanz des ♂ beim ♀ rot werden.

♂ mit braunem Schwanz können nur ♀ haben mit gleichfalls braunen Schwanztönen.

(Beispiele bei Capitoniden, Fringilliden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Orioliden.)

Das Vorherrschen brauner Farben im Schwanz der ♀, gegenüber anderen Farben beim ♂, ist für das weibliche Geschlecht charakteristisch.

Nach der Untersuchung der Färbungen in den beiden Geschlechtern wenden wir uns nun zur Färbung verschiedener Körperteile bei einem und demselben Individuum.

Färbung von Rücken und Rumpf.

Häcker und Meyer (1902, p. 292) haben beobachtet, dass bei zahlreichen grünen Papageien das Blau, zuweilen auch das Rot, als Sonderfärbung des Unterrückens und Bürzels auftreten, also an einer Stelle, welche bei den ♂ unserer Fringilliden und anderer Vögel gleichfalls eine besonders lebhafte, namentlich bei Balzbewegungen zum Vorschein kommende Färbung aufweisen. In der Tat verhalten sich die Rumpffarben, wenn sie von denen des Rückens abweichen, den letzteren gegenüber progressiv, wie die folgenden Sätze erweisen.

Ein grüner Rücken kann sich verbinden mit einem blauen Rumpf, aber ein blauer Rücken niemals mit einem grünen Rumpf.

(Beispiele bei Loriiden, Meropiden, Pittiden, Psittaciden, Tanagriden.)

Die progressive Natur des Blau, gegenüber von Grün, haben wir nun schon mehrfach konstatiert. In demselben Sinne spricht der folgende Satz:

Braune Rücken verschiedener Tönung können sich mit einem blauen Rumpf verbinden, aber ein blauer Rücken nicht mit einem braunen Rumpf.

(Beispiele bei Coraciiden, Corviden, Psittaciden.)

Ein blauer Rücken kann überhaupt nur einen gleichfalls blauen, selten einen schwarzen Rumpf haben.

Weiter ist Rot eine nicht selten auf dem Rumpf, gegenüber dem Rücken auftretende Farbe.

Ein brauner Rücken kann sich mit rotem Rumpf verbinden, aber ein roter Rücken nicht mit einem braunen Rumpf.

(Beispiele bei Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Nestoriden, Tanagriden.)

Grauer Rücken kann sich mit rotem Rumpf verbinden, aber roter Rücken nicht mit grauem Rumpf.

(Beispiele bei Campephagiden, Dicaeiden, Fringilliden.)

Grüner Rücken kann sich verbinden mit rotem Rumpf, aber roter Rücken nicht mit grünem Rumpf.

(Beispiele bei Loriiden, Psittaciden, Rhamphastiden.)

Ein roter Rücken kann überhaupt nur einen gleichfalls roten, selten blauen oder schwarzen Rumpf (Beispiele bei Pipriden) haben. Dagegen hat häufig ein schwarzer Rücken roten Rumpf (Beispiele bei Alcediniden, Campephagiden, Capitoniden, Cotingiden, Dicaeiden, Icteriden, Muscicapiden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden).

Auch Gelb ist eine sehr verbreitete Rumpffarbe. Schwarzer, brauner und grauer Rücken kann sich mit gelbem Rumpf verbinden, aber ein gelber Rücken mit keiner dieser Rumpffarben.

(Beispiele für schwarz-gelb bei Capitoniden, Coerebiden, Dicaeiden, Icteriden, Muscicapiden, Tanagriden; für braun-gelb bei Capitoniden, Cotingiden, Icteriden, Psittaciden; für grau-gelb bei Campephagiden, Dicaeiden, Pariden.)

Olivgrüner und olivgelber Rücken können gelben Rumpf haben, aber gelber Rücken keine dieser Rumpffarben.

(Beispiele für olivgrün-gelb bei Cotingiden, Muscicapiden, Orioliden, Pariden, Psittaciden, Rhamphastiden, Tanagriden; für olivgelb-gelb bei Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Mniotiltiden, Orioliden, Psittaciden.)

Ein gelber Rücken kann sich überhaupt nur mit gelbem oder gelb und schwarzem Rumpf verbinden.

Häufig erscheint der Rumpf weiss, pigmentlos gegenüber anderen Rückenfarben, namentlich gegenüber schwarz, braun und grau.

(Beispiele für schwarz-weiss bei Campephagiden, Capitoniden, Fringilliden, Muscicapiden, Prionopiden; für braun-weiss bei Capitoniden, Coerebiden, Fringilliden, Prionopiden; für grau-weiss bei Campephagiden, Corviden, Cotingiden, Fringilliden, Muscicapiden, Pariden, Prionopiden.)

Ein weisser Rücken kann nur eine gleichfalls weisse Rumpffarbe haben.

Färbung von Oberkopf und Oberrücken.

Wenn wir die Färbung der Kopfkrone vergleichen mit der des Oberrückens, erhalten wir folgende, die progressive Natur der Oberkopf-Farbe erweisende Sätze:

Ein blauer Oberkopf kann sich kombinieren mit einem grünen Oberrücken, aber ein grüner Oberkopf nicht mit einem blauen Oberrücken.

(Beispiele bei Capitoniden, Coerebiden, Corviden, Loriiden, Meropiden, Prionopiden, Psittaciden, Tanagriden, Treroniden.)

Ebenso kann ein blauer Oberkopf sich progressiv verhalten gegenüber olivgrünem und gelblichgrünem (olivgelbem) Oberrücken, denn:

Ein blauer Oberkopf kann sich kombinieren mit einem olivgrünen oder olivgelben Oberrücken, aber ein olivgrüner oder olivgelber Oberkopf nicht mit blauem Oberrücken.

(Beispiele für blau-olivgrün bei Alcediniden, Coraciiden, Loriiden, Psittaciden, Tanagriden; für blau-olivgelb bei Muscicapiden Pariden, Tanagriden.)

Auch Grünlichblau ist progressiv gegenüber von Grün:

Ein grünlichblauer Oberkopf kan sich verbinden mit grünem Oberrücken, aber ein grüner Oberkopf nicht mit grünlichblauem Oberrücken.

(Beispiele bei Alcediniden, Capitoniden, Laniiden, Loriiden, Psittaciden, Tanagriden.)

Die schon mehrfach betonte Progressivität des Blau gegenüber von Braun hat auch für den Oberkopf Geltung:

Ein blauer Oberkopf kann sich verbinden mit braunem Oberrücken, ein brauner Oberkopf nicht mit blauem Rücken.

(Beispiele bei Alcediniden, Coerebiden, Corviden, Muscicapiden, Prionopiden, Psittaciden.)

Ausser mit den genannten Farben kann ein blauer Oberkopf noch mit folgenden Rückenfarben sich verbinden: Blau (dies die Regel), schwarz (Beispiele bei Alcediniden, Coerebiden, Dicruriden, Muscicapiden, Pipriden, Tanagriden), bläulichgrau (Pariden), rot (nur bei *Pitta baudi* Müll. u. Schleg.), kastanien (Coraciiden, Meropiden) und weiss (Alcediniden). Bei allen diesen Farben ist aber Umkehrung möglich, wonach in diesen Fällen von einer Progressivität der blauen Farbe nicht gesprochen werden kann.

Die progressive Natur der roten Farbe über braun, gelb, grünlichgelb, olivgrün und grün ergibt sich aus folgendem Satze:

Ein roter Oberkopf kann sich verbinden mit den Oberrückenfarben braun, gelb, grünlichgelb, olivgrün und grün, aber ein brauner, gelber, grünlichgelber, olivgrüner und grüner Oberkopf nicht mit rotem Rücken.

(Beispiele für rot-braun bei Capitoniden, Cotingiden, Dicaeiden; für rot-gelb bei Psittaciden, Tanagriden; für rot-grünlichgelb oder olivgelb bei Cotingiden, Psittaciden, Treroniden; für rot-olivgrün bei Psittaciden, Tanagriden, Treroniden; für rot-grün bei Capitoniden, Loriiden, Pipriden, Psittaciden, Treroniden; nur bei einigen *Merops*-Arten verbindet sich ein grüner Oberkopf mit rotem Rücken.)

Ein roter Oberkopf kann sich ausserdem mit folgenden Rückenfarben verbinden: Rot (dies die Regel), schwarz (Beispiele bei Capitoniden, Cotingiden, Dicaeiden, Fringilliden, Icteriden, Muscicapiden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden), grau (Beispiele bei Cacatuiden, Fringilliden, Tanagriden, Treroniden), weiss (nur bei Cacatuiden), blau (Beispiele bei Dicaeiden, Pipriden, Psittaciden).

Ein gelber Oberkopf erscheint progressiv gegenüber von braunem, grünlichgelbem, olivgrünem und grünem Oberrücken, denn:

Ein gelber Oberkopf kann sich verbinden mit brauner, grünlichgelber, olivgrüner und grüner Oberrückenfarbe, aber ein brau-

ner, grünlichgelber, olivgrüner und grüner Oberkopf nicht mit gelbem Rücken.

(Beispiele für gelb-braun bei Fringilliden, Pariden, Tanagriden, für gelb-grünlichgelb bei Dicaeiden, Fringilliden, Mniotiltiden, Orioliden, Pariden, Pipriden, Tanagriden, für gelb-grün oder olivgrün bei Capitoniden, Pipriden, Psittaciden).

Ein gelber Oberkopf kann sich ausserdem mit folgenden Rückenfarben verbinden: Gelb, schwarz (Beispiele bei Capitoniden, Icteriden, Laniiden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Pariden, Pipriden, Psittaciden, Tanagriden), grau (Beispiele bei Mniotiltiden, Tanagriden), weiss (nur bei Cacatuiden).

Ein gelber Oberkopf kann keinen blauen Rücken haben, ein blauer Oberkopf keinen gelben Rücken.

Noch sei bemerkt, dass ein schwarzer Oberkopf sich mit allen Rückenfarben verbinden kann.

Im allgemeinen verhält sich die Färbung des Oberkopfes zu der des Oberrückens ebenso progressiv wie die des Rumpfes zu der des Rückens.

Färbung von Rücken und Brust.

In allen Farben kommt es natürlich vor, dass Rücken und Brust eines Vogels gleich oder annähernd gleich gefärbt sind. Auffallend ist dagegen das häufige Auftreten des pigmentlosen, albinotischen Weiss gegenüber anders gefärbten Rücken. So kann eine weisse oder weiss und schwarze Brust sich mit allen Rückenfarben verbinden, während ein weisser Rücken nur eine weisse, selten weiss und schwarze oder schwarze Brust haben kann.

Nicht selten erscheint die Brustfarbe gegenüber der des Rückens als progressiv:

Blaue Brustfarbe kann sich verbinden mit einem grünen Rücken, aber grüne Brustfarbe nicht mit einem blauen Rücken.

(Beispiele bei Pittiden, Psittaciden, Tanagriden; blauer Rücken und grüne Brust kommt nur bei den mit dem anormalen Turacoverdin gefärbten Musophagiden vor.)

Rote Brustfarbe kann sich verbinden mit braunem Rücken, aber braune Brustfarbe nicht mit rotem Rücken.

(Beispiele bei Fringilliden, Icteriden, Loriiden, Meropiden, Muscicapiden, Psittaciden.)

Rote Brustfarbe kann sich verbinden mit grünem Rücken, aber grüne Brustfarbe nicht mit rotem Rücken.

(Beispiele bei Fringilliden, Loriiden, Pittiden, Psittaciden, Rhamphastiden, Treroniden.)

Gelbe Brustfarbe kann sich verbinden mit braunem oder olivbraunem Rücken, aber braune oder olivbraune Brustfarbe nicht mit gelbem Rücken.

(Beispiele bei Corviden, Dicaeiden, Fringilliden, Laniiden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Pariden, Pittiden, Tanagriden.)

Gelbe Brustfarbe kann sich verbinden mit olivgelbem Rücken, aber gelber Rücken nicht mit olivgelber Brust.

(Beispiele bei Cotingiden, Fringilliden, Laniiden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Orioliden, Pariden, Pipriden, Tanagriden.)

Gelbe Brustfarbe kann sich verbinden mit grünem oder olivgrünem Rücken, aber gelber Rücken nicht mit grüner oder olivgrüner Brust.

(Beispiele bei Capitoniden, Corviden, Cotingiden, Fringilliden, Laniiden, Loriiden, Mniotiltiden, Muscicapiden, Orioliden, Pariden, Pipriden, Psittaciden, Rhamphastiden, Tanagriden, Treroniden.)

Ein schwarzer Rücken kann sich mit allen Brustfarben verbinden.

Färbung von Brust und Bauch.

Hierüber nur wenige Bemerkungen. Gleichfärbung von Brust und Bauch kommt natürlich in allen Farben vor. Charakteristisch für die Bauchfärbung gegenüber derjenigen der Brust ist das häufige Auftreten von Weiss. Weisse Bauchfarbe kann sich mit allen Brustfarben verbinden, während eine weisse Brust nur gleichfalls weissen oder gelblichweissen, selten gelben oder bräunlichen Bauch haben kann. Eine schwarze Brust ferner kann sich mit allen Bauchfarben verbinden, während ich keinen Fall gefunden habe, wo blaue, grüne, braune oder graue Brust schwarzen Bauch

gehabt hätte. Für die Kombination einer weissen Brust mit schwarzem Bauch kenne ich nur einen einzigen Fall bei *Corvus scapulatus* Daud.

Von einer Progressivität der Brust- oder der Bauchfarbe wird man kaum reden können. Wohl kann eine rote Brust gelben Bauch haben (zum Beispiel bei Psittaciden und Rhamphastiden), aber eine gelbe Brust keinen roten Bauch, wonach die Brust progressiv gefärbt erscheint. Aber anderseits können Farben wie Braun und Rot auf Brust und Bauch mit einander abwechseln: Braun-rot und rot-braun, ebenso grün-blau und blau-grün.

Man könnte diese Farbenanalyse beliebig weiter ausdehnen auf andere Körperteile, zum Beispiel die Schwanzfarbe vergleichen mit der des Rückens und Rumpfes, die Färbung der Flügeldecken mit der des Rückens oder der Flügelfedern, die der Oberschwanzdecken mit der der Unterschwanzdecken, die der Kehle mit der der Brust u.s.w. Es würden sich dabei zweifellos überall gewisse Gesetzmässigkeiten erkennen lassen. Die Aufgabe, die ich mir gestellt habe, war nur die, nachzuweisen, dass es überhaupt Gesetze giebt, welche die Anordnung der Farben am Vogelkörper beherrschen und dass somit die Farbenverteilung keine willkürliche ist.

LITERATUR-VERZEICHNIS.

1928. Biedermann, W. *Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere.* Dritter Teil. Ergebnisse der Biologie, 3.

1883. Eimer, Th. *Ueber die Zeichnung der Vögel und Säugethiere.* Vortrag. Jahreshefte des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg.

1890. Häcker, V. *Ueber die Farben der Vogelfedern.* Archiv für Mikroskopische Anatomie, 35.

1902. Häcker, V. und Meyer, G. *Die blaue Farbe der Vogelfedern.* Zool. Jahrbücher, Abteilung für Systematik, etc., 15.

1914. Kniesche, G. *Ueber die Farben der Vogelfedern.* Zool. Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, etc., 38.

1882. Krukenberg, C. Fr. W. *Vergleichend-physiologische Studien.* Zweite Reihe, erste Abteilung. Heidelberg.

1882*a*. —— *Id.* Zweite Reihe, zweite Abteilung.

1882. Meyer, A. B. *Ueber den Xanthochroismus der Papageien.* Sitzungsberichte der K. Preussischen Akademie der Wissenschaften.

1914. Spöttel, W. *Ueber die Farben der Vogelfedern.* Zoolog. Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, etc., 38.

1932. Steiner, H. *Vererbungsstudien am Wellensittich Melopsittacus undulatus* (Shaw). Habilitationsschrift, Zürich.